第39卷 第3期 昆 虫 学 报 Vol.39, No.3
1996年 8 月 ACTA ENTOMOLOGICA SINICA Aug., 1996

若干吊飞昆虫的翅振模式及翅振频率*

陈 伟 张志涛 傅 强

(中国水稻研究所 杭州 310006)

摘要 在吊飞状态下，8目24科50种参试昆虫的翅振模式可以分为3类7型：前动类A、B、C型、双动类D、E型、后动类F、G型、本文介绍了各类、型昆虫翅振模式的特点。昆虫翅振频率与翅形态、翅面积、身体各部分的重量等虫体结构参数有关，其中，影响较显著的是翅负载和飞行驱动器官的发达程度。相关分析表明：动力负载(单位重量的飞行驱动器官所负荷的翅面积)与翅振频率呈负相关；翅负载(单位翅面积负荷的虫体重)与翅振频率呈正相关。试虫中已证实具有典型远距离迁飞行为的蛾类翅振模式均属于前动类B型，其翅振频率、翅负载、动力负载等处于参试昆虫的中间类型。

关键词 吊飞昆虫，翅振模式，翅振频率

昆虫翅经过几亿年的进化，演变为今天设计相当巧妙的、能够适应各种特技飞行的形态，对其生活史的延续和物种的繁衍起着相当重要的作用。70年代，扫描电镜的出现，使昆虫形态学方面的研究得到迅速发展。Wooton在对昆虫翅的结构作过大量细致的研究后，认为多数昆虫对滑翔利用十分有限，它们只能不断拍动其翅翼才能获得空气动力使其不致下坠；昆虫的飞行能力和飞行技巧的多样性大半是来源于它们翅形的多种多样和微妙复杂的翅运动模式[1~3]。基于这一观点，我们采用吊飞的方式，用PFS-1频闪测速仪观察和测定了前、后翅上、下拍动倾斜扭转的运动轨迹和运动速度，并分析了翅运动与翅翼及虫体多种结构参数的相关性。

1 材料和方法

供试昆虫共8目24科50种，其中46种由野外捕捉，4种系室内饲养，每种虫不少于6个重复。

1.1 测定翅振频率与观察翅振模式

取长约10cm、直径0.5mm的铜丝制成吊杆，上端固定在支架上，使之下垂，以少量快干胶粘接吊杆下端与试虫体背中胸小盾片至腹部第I节背板直径小于2mm的区域，将试虫水平悬吊于吊杆下端。可通过让试虫抱握一小块纸片或取掉小纸片，使其静止或飞翔。

* 国家自然科学基金资助项目

1995-01-16收稿，1995-06-02收修改稿

采用 PFS－1 频闪测速仪测定翅振频率和观察翅振模式，测试时由高至低仔细调整频闪频率，当频闪光源频率与试虫翅振频率一致时，可清楚地观察到试虫翅“静止”在某一位置，此时频率计显示的数字即为试虫翅振频率；当二者频率稍有偏离时可看到翅在“慢慢拍动”，演示出一个完整的振翅过程。测试选择试虫在自然界飞翔的时间，室温 27℃ ～ 29℃。频闪光源为 16 只黄色发光二极管组成的发光背景，光线微弱，对试虫飞翔无干扰。

1.2 称重

首先，将吊飞后的昆虫从吊杆上取下，在万分之一天平上称得全重。然后，用医用手术剪将头、胸、腹、前翅、后翅准确地进行分解，称得各部分重量，留下前、后翅备用。

1.3 测量翅面积与提取特征参数

将完整的翅用放大机在坐标纸上作正投影。前、后翅结合投影时，前、后翅基相连，后翅外缘最外点与前翅后缘相交。然后，作前翅翅基与翅外缘最外点连线，即翅面正投影(曲面)的最长直径，再作其垂直平分线，成直角坐标系[4]。测定翅在各象限面积分别为 S_1、S_2、S_3、S_4，求得前、后翅总面积，并计算下列参数：$R_1=(S_1+S_4)/(S_2+S_3)$，纵坐标外侧翅面积(S_1+S_4)值趋大，R_1 值趋大；$R_2=S_4/S_2$，翅前缘基部平直，第 II 象限翅面积 S_2 值趋小，R_2 值趋大。

以试虫总体重及各部分比重、翅面积、R_1、R_2 等参数为特性指标，采用 DPS(唐启义，1994)统计软件分析翅振频率与各因子的关系，通过单因变量逐步回归结合主成分分析筛选对翅振频率影响较强的因子。

2 结果与分析

2.1 翅振模式

在吊飞状态下，观察昆虫的振翅情况。根据前、后翅上、下拍动的相关性、振动幅度及翅振频率，将翅振模式分为以下 3 类 7 型(表 1)。

2.1.1 前动类：飞行时以前翅为主带动后翅，后翅辅助前翅完成完整的翅型结构和翅的运动模式。鳞翅目、膜翅目的大部分昆虫均属于这一类，双翅目昆虫因后翅退化，也归入该类。前动类昆虫翅振模式可归纳为 3 型。

A 型：翅翼上挥到达顶部，两翅几乎直立拍靠在一起，然后从前缘开始由前往后逐渐分开、下拍。拍动幅度较大，上挥与下拍翅极限位置的夹角约 170° 左右，拍动范围几乎达到可能的极限。翅基扭动不明显，整个拍动过程较为平缓。以翅面积较大的蝶类为主。翅振频率低，在 6.8 ～ 17.5 Hz 之间，平均翅振频率为 12.0 Hz。

B 型：翅翼上挥时与 A 型相似，下拍幅度较小，下拍超过水平位置后，两翅迅速扭转、回升。上挥与下拍翅极限位置的夹角在 90° ～ 135°。B 型昆虫种类多，翅形复杂，翅振频率范围较宽，所测试虫中最低的是臭椿皮蛾，仅 15.8 Hz，最高的是稻纵

表1 供试昆虫名录及翅振频率

类别	型别	试虫名称 *		翅振频率(Hz)		
				种平均值	型平均值	变动范围
前动类	A型	苎麻赤蛱蝶	*Cynthia cardui*	11.6		
		荔枝小灰蝶	*Deudorix epijarbas*	16.7		
		樟凤蝶	*Graphium sarpedon*	13.7		
		稻眼蝶	*Mycalesis gotama*	13.1	12.0±3.1	6.8～17.5
		玉带凤蝶	*Papilio polytes*	9.4		
		大菜粉蝶	*Pieris brassicae*	12.1		
		丝带凤蝶	*Sericinus telamon*	7.2		
	B型	青翅细夜蛾	*Agrotis praecox*	40.5		
		小地老虎	*Agrotis ypsilon*	48.5		
		稻巢螟	*Ancylolomia chrysographella*	41.2		
		紫线尺蛾	*Calothysanis comptaria*	39.9		
		二化螟	*Chilo suppressalis*	44.0		
		稻纵卷叶螟	*Cnaphalocrocis medinalis*	59.6		
		臭椿皮蛾	*Eligma narcissus*	15.8		
		棉铃虫	*Helicoverpa armigera*	48.3		
		烟夜蛾	*Heliothis virescens*	39.7		
		银斑弄蝶	*Hesperia comma*	45.8	42.3±11.1	15.1～65.8
		甜菜斑白带野螟	*Hymenia perspectalis*	49.2		
		甜菜白带野螟	*Hymenia recurvalis*	47.9		
		粘虫	*Mythimna separata*	44.3		
		四星尺蛾	*Ophthalmodes irrorataria*	45.4		
		玉米螟	*Ostrinia fumacalis*	41.4		
		隐巾夜蛾	*Parallelia joviana*	25.9		
		褐边绿刺蛾	*Parasa consocia*	49.2		
		银纹夜蛾	*Plusia agnata*	51.8		
		丫纹夜蛾	*Plusia gamma*	49.3		
		纯白禾螟	*Scirpophaga praelata*	56.5		
		黄星尺蛾	*Thera variata*	20.7		
		栗黄枯叶蛾	*Trabala vishnou*	26.7		
	C型	鬼脸天蛾	*Acherontia lachesis*	63.5		
		红头丽蝇	*Calliphora vicina*	152.7		
		咖啡透翅天蛾	*Cephonodes hyles*	65.2		
		豆天蛾	*Clanis billineata*	88.4		
		蚱蝉	*Cryptotympana pustulata*	34.6	78.4±39.4	29.8～168.2
		稻棘缘蝽	*Cletus punctiger*	138.1		
		小豆长喙天蛾	*Macroglossum stellatarum*	70.1		
		红天蛾	*Pergesa elphenor*	49.8		
		果马蜂	*Polites olivaceus*	82.6		
		褐带广翅蜡蝉	*Ricania taeniata*	39.0		
		土灰虻	*Tabanus amaenus*	119.3		
双动类	D型	黑色蟌	*Agrion atratum*	24.9		
		黄绿棘臀蜓	*Polycanthagyna melanictera*	36.5	35.7±10.4	20.1～56.2
		大黄蜻	*Tramea chinensis*	45.6		
	E型	普通草蛉	*Chrysopa carnea*	21.8	20.4±2.0	18.6～25.0
		叶色草蛉	*Chrysopa phyllochroma*	19.0		
后动类	F型	铜绿丽金龟	*Anomala corpulenta*	87.2	93.8±9.3	80.5～108.2
		铜罗花金龟	*Rhomborrhina japonica*	100.4		
	G型	短额负蝗	*Atractomorpha sinensis*	35.6		
		七星瓢虫	*Coccinella septempunctata*	25.8	31.2±5.0	21.6～41.2
		小稻蝗	*Oxya hyla*	32.1		

* 试虫名称均按拉丁字母顺序排列

卷叶螟，为 59.6 Hz，以夜蛾科、螟蛾科、刺蛾科的昆虫为主，弄蝶体形与蛾类相似，亦归于 B 型。试虫中已证实具有典型远距离迁飞行为的蛾类(粘虫、小地老虎、稻纵卷叶螟)均属于 B 型。

C 型：翅翼上挥时两翅相互靠近，但有一定距离，或仅两翅后部作短暂的接触，即向下扭转，整个振翅过程实质上是一个扭转过程，鳞翅目的天蛾及大部分双翅目、膜翅目、半翅目、同翅目种类属于 C 型。其中，天蛾、蝇、蜂、蝽等振翅频率明显较高，红头丽蝇的翅振频率平均达 152.7 Hz，最高达 168.2 Hz，即每分钟上、下拍动 10 092 次，上挥与下拍翅极限位置的夹角小于 60°，扭转形成的“8”字形较短阔；同翅目昆虫翅振频率较低，平均仅 36.8 Hz，上挥与下拍翅极限位置的夹角大于 60°，有的甚至超过 90°，但上挥仍不能到达顶部，扭转形成的“8”字形较为细长。

2.1.2　双动类：前、后翅互不相联，独立进行飞翔运动 。根据前、后翅配合情况分为 2 型。

D 型：在飞行过程中前、后翅动作明显不同，存在两种模式，可以相互变换：一种是前翅作大幅度扭转，振动范围大，后翅拍动范围小，近似抖动；另一种正好相反，前翅振动范围小，而后翅振动范围大，翅振频率在 20.1 ～ 56.2 Hz，如大黄蜻。

E 型：前、后翅均能同时作大幅度拍动，且动作可以不一致，上挥、下拍的幅度与大型蝶类相似，前、后翅拍动过程中均有扭转，翅振频率稍高于大型蝶类，在 18.6～ 25.0 Hz，如草蛉。

2.1.3　后动类：前翅加厚、革化或骨化，飞翔能力降低或丧失，后翅成为主要的飞行器官。如鞘翅目、直翅目、螳螂目昆虫。在后翅拍动过程中，前翅保持着两种不同的姿势而分为 2 型。

F 型：前翅仅稍作分离让折叠的后翅展开，后翅作约 60° 角幅度的扭转拍动，情况与前动类 C 型前翅运动相似，如花金龟科的若干种类属于此型。F 型翅振频率较高，如铜罗花金龟的翅振频率达 100.4 Hz。

G 型：前翅完全张开，平伸，飞翔时不振动或稍有振动，此类前翅可获得一种伞状效应，有利于产生升力和保持虫体平衡，如直翅目、鞘翅目的多数种类。G 型后翅振动幅度与 F 型相似，但翅扭转角度较小，翅振频率通常低于 F 型，平均为 31.2 Hz。

2.2　影响翅振频率的若干因子

对虫体总重，前翅、后翅、头、胸、腹等各部分重量，翅形参数及其组合用单因变量逐步回归结合主成分分析，剔除弱相关因子，最后得出以下 4 个对翅振频率影响最大的因子(图 1)：X_1：动力负载，即单位重量的飞行驱动器官负荷的翅面积 = 翅面积(mm^2) / 翅胸重量(g)；X_2：翅负载，即单位翅面积负荷的虫体重 = 虫体总重(g) / 翅面积(mm^2)；X_3：$R_1=(S_1+S_4)/(S_2+S_3)$；X_4：$R_2=S_4/S_2$。

图 1a 中，Y(翅负载)与 X_1 呈负相关($R=-0.66476$，$r_{0.05}=0.273$，$n=50$)，表明翅胸发达或翅狭长，每单位重量的飞行驱动器官所负荷的翅面积(即动力负载)越小，翅振频率越高。图 1b 中，Y 与 X_2 呈正相关($R=0.66766$，$r_{0.05}=0.273$，$n=50$)，表明昆虫飞行过程中，需要足够的上升力支持整个躯体停留在空中，因此翅负载越大，昆虫需要上下拍

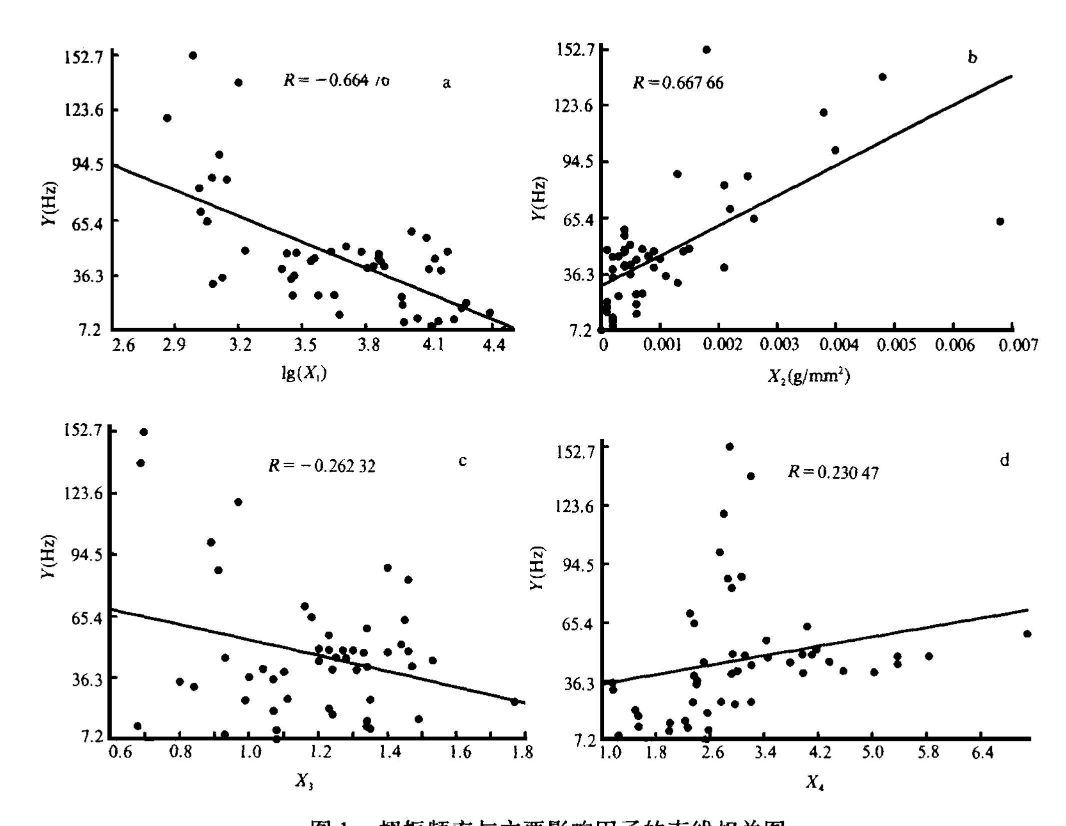


图 1 翅振频率与主要影响因子的直线相关图

Y: 翅振频率(Hz); a−X_1: 动力负载，即单位重量的飞行驱动器官负荷的翅面积＝翅面积(mm²) / 翅胸重量(g); b−X_2: 翅负载，即单位翅面积负荷的虫体重 = 虫体总重(g) / 翅面积(mm²); c−X_3: $R_1^*=(S_1+S_4)/(S_2+S_3)$; d−$X_4$: $R_2=S_4/S_2$

动翅翼的次数也越多，即翅振频率越高。图 1c 和 d 中，Y 与 X_3、X_4 两翅形因子间相关系数较小，分别为 $R=-0.26232$ 和 $R=0.23047$，即 $|R|$ 都小于 $r_{0.05}=0.273(n=50)$。可见，Y 与 X_3 和 X_4 无显著性相关关系。一般地，昆虫翅翼的外侧面积越小，翅振频率越高。因为翅翼在拍动过程中反复加速和减速，翅翼受力中心距翅基越近，阻力矩越小，容易获得较高的翅振频率。同时，在翅外侧横坐标以下面积 S_4 恒定的情况下，S_2 越小，翅翼前缘基部越平直，前缘脉(C)、亚前缘脉(Sc)和径脉(R)三条纵脉主干平行并互相靠近，形成粗壮的纵向承力干，能够更有力地挥动翅翼。

不同的翅振模式，影响翅振频率的因子间的主次关系也略有不同，以前动类为例:

A 型昆虫: X_1、X_2 两个因子与翅振频率的相关性较强，复相关系数 0.9649($r_{0.05}=0.8811$; $n=7$)。A 型昆虫翅面积较大，翅胸相对较小，对翅运动的控制力弱，翅振频率通常较低，振翅过程中翅扭转不明显，翅形对振翅影响相对较小，翅振频率主要取决于动力负载和翅负载。

B型昆虫：翅形复杂，翅振频率分布范围宽，X_3、X_4两个翅形因子对翅振频率的影响较大。复相关系数0.8349($r_{0.05}=0.6865$；$n=22$)，达显著水平。

C型昆虫：X_1、X_2、X_3、X_4 4个因子对翅振频率的影响无明显差异。C型昆虫大多数躯体粗壮，翅胸发达，翅相对较小，对翅运动的控制力强，翅振频率普遍较高，翅运动的机动程度大大超过A型和B型。

3　结论与讨论

许多昆虫的翅振不仅与飞行有关，而且与发声密切相关。从40年代起，Sotavalta等科学家就致力于这方面的研究，通过大量的观察认为某些昆虫在飞翔时发出声音，其音调的基本频率与翅振频率相同，例如：蝶类、夜蛾、斑眼天蛾、家蝇和甲虫等翅振发声的频率分别为5～10 Hz、37～48 Hz、37～41 Hz、147～220 Hz和87 Hz[5～12]，与表1中的某些蝶类、蛾类、红头丽蝇和铜绿丽金龟的翅振频率相接近。本文的研究方法证实了翅振发声的基本频数与翅振频率的一致性。当然，昆虫发声还存在着其它各种各样的方式，翅振发声仅仅是其中的一种类型，而且翅运动除了基本频数外，尚有显著的谐音。关于这方面的研究在“棉铃虫、粘虫蛾超声信号的采集与分析”[13]已有报道，这里不再赘述。

昆虫的翅振频率愈高，飞翔速度愈快，逆风飞行的能力就越强。在8目24科50种试虫中，粘虫、小地老虎、稻纵卷叶螟等具有迁飞行为的蛾类翅振模式均属于前动类B型，其翅振频率处于所测试虫的中间类型，迁飞蝶类的翅振频率则更低，也就是说迁飞类昆虫并非翅振频率最高的昆虫。而某些有巢定居的蜂类，翅振频率很高，逆风飞行的主动性很强，反而不表现迁飞行为。可见昆虫的翅振频率与迁飞无明显相关。迁飞类昆虫是在逆风飞行时具有一定被动性的昆虫。一般情况下，迁飞昆虫进入比较高的空间层，风的速度大于昆虫本身飞行的速度，多数昆虫借助于风力而迁飞[14]。在吊飞过程中，迁飞类昆虫振翅稳定，振幅较大，能更有效地利用气流产生气动力进行远距离飞翔。

应当说明，本次试验均在吊飞状态中进行，昆虫的身体是固定的，其翅振模式与自由飞翔时还存在一定的差异。观察自然状态下昆虫的飞翔模式具有一定难度，目前尚不具备试验所必需的仪器。关于昆虫在自然界的飞翔模式，有待于进一步探讨。

致谢　南京农业大学实习生张信娣、唐晓清参加部分工作，谨致谢忱。

参　考　文　献

1　Wooton R J. Support and deformability in insect wings. Jour. Zoology, 1981, (193): 447～468

2　Newman D J S., Wooton R J. An approach to the mechanics of pleating in dragonfly wings. Jour. of Exp. Biol. 1986, (125): 361～372

3　Wooton R J. 昆虫翅翼的力学设计. 科学(中文版), 1991, (3): 48～55

4　张志涛, 陈伟, 傅强等. 若干蛾类翅面正投影形状聚类分析(鳞翅目: 缰翅亚目). 昆虫学报, 1996, 39(2): 172～178

5 Sotavalta O. The Flight－Tone (Wing－Stroke Frequency) of Insects. Acta ent. fenn., 1947, (4): 1～117
6 Sotavalta O. The Flight－Sounds of Insects. Acoustic Behaviour of Animals, 1963: 374～390
7 Williams C M, Galambos R. Oscilloscopic and Stroboscpic Analysis of the Flight Sounds of *Drosophila*. Biol. Bull., 1950, (99): 300～307
8 Esch H. Die Bedeutung der Lauterzeugung fur die Verstandigung der stachellosen Bienen. Z. vergl. Physiol., 1967, (56): 199～220
9 Esch H. The sounds produced by swarming honey bees. Z. vergl. Physiol., 1967, (56): 408～411
10 Esch H, Wilson D. The sounds produced by flies and bees Z. vergl. Physiol., 1967, (54): 256～267
11 Bennet－Clark H C, Ewing A W. The wing mechanism involved in the courtship of *Drosophila*. J. exp. Biol., 1968, (49): 117～128
12 Ewing A W, Bennet－Clark H C. The courtship of *Drosophila*. Behaviour, 1968, (31): 288～301
13 薛耀泉，张志涛，殷柏涛等. 棉铃虫、粘虫蛾超声信号的采集与分析。自然科学进展，1995, 5(5): 622～626
14 张宗炳. 昆虫迁飞的行为学研究. 昆虫知识，1987, 24(6): 362～365

THE WINGBEAT PATTERNS AND FREQUENCIES OF SOME INSECTS

Chen Wei Zhang Zhitao Fu Qiang
(*China National Rice Research Institute Hangzhou* 310006)

Abstract The wingbeat patterns and frequencies of insects tethered for flying were studied by PFS－1 strobotac and computer system. Fifty selected species belonging to 20 families, 8 orders were tested; the results showed that according to the movement of the fore－and hind－wings with regavd to the amplitude and frequency of wing－beating, the patterns may be divided into 3 main kinds and 7 types. Wingbeat frequency was closely related to the wing load and the development level of thorax muscles.

Key words insects tethered for flying, wingbeat pattern, wingbeat frequency